Revue suisse Zool.	Tome 96	Fasc. 4	p. 779-802	Genève, décembre 1989

Modalités de la réduction digitale chez quelques Scincidés africains (Reptiles)

par

Albert RAYNAUD [1], **Jean-Luc PERRET** [2], **Jacques BONS** [3] **et Monique CLERGUE-GAZEAU** [4]

Avec 8 figures

ABSTRACT

Pattern of digital reduction in some African Scincidae (Reptilia). — The main purpose of the present study is to establish the digital and phalangeal formulae of the feet in some African Scincidae belonging to genus *Panaspis (Leptosiaphos), Sphenops, Chalcides* and *Scelotes*. Once established, the pattern and the rules of the digital reduction (namely the sequence of the loss of digits) occuring in several of these species can be compared to the pattern and rules of the experimentally induced digital reduction obtained in embryos of a pentadactyle species *(Lacerta viridis)* by action of cytosine-arabinofuranoside, a potent inhibitor of DNA synthesis. The similarities brought to light in these two cases of digital regression led to the suggestion that a similar mechanism might be involved in the experimental and the evolutionary digital reduction.

INTRODUCTION

Une réduction digitale, plus ou moins accentuée s'observe chez de nombreuses espèces de Sauriens, dans la plupart des régions du globe; elle a fait l'objet de nombreuses descriptions, mais les modalités de la réduction (ordre de disparition des doigts, des phalanges, etc.) restent à déterminer, dans la plupart des cas.

[1] Laboratoire de Biologie, route de la Glévade, F-81330 Vabre et Laboratoire de Zoologie, Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, F-31062 Toulouse, France.

[2] Muséum d'histoire naturelle, case postale 434, CH-1211 Genève 6, Suisse.

[3] Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, Université de Montpellier II, place Eugène Bataillon, F-34060 Montpellier, France.

[4] Laboratoire de Zoologie, Université Paul Sabatier, 118, route de Narbonne, F-31062 Toulouse, France.

Récemment il a été possible de réaliser par voie chimique divers types de réduction digitale chez un lézard d'une espèce pentadactyle, le lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.) (RAYNAUD 1981, 1986; RAYNAUD & CLERGUE-GAZEAU 1984, 1986) et l'étude du mécanisme terminal réalisant la réduction a pu être abordée expérimentalement.

Pour pouvoir comparer les types de réduction digitale obtenus expérimentalement, à ceux qui se rencontrent dans la nature, il était nécessaire de connaître avec précision les formules digitales des pattes réduites naturellement et les modalités de cette réduction; or, si le nombre des doigts présents aux pattes de nombreuses espèces est connu, l'identification des doigts présents n'a, *en général,* pas été établie ou bien elle ne repose pas sur des données anatomiques sûres; c'est le cas, par exemple, de la description des pattes de Scincidés d'Afrique du Sud faite par FITZSIMONS (1943), des descriptions de COPE (1892), de GREER (1967) pour des Scincidés australiens, de celles de DIXON (1973), de PRESCH (1973) relatives aux Teidés du genre *Bachia,* de celles de GREER & HAACKE (1982) pour des *Lygosoma* africains, de GREER & COGGER (1985) pour des Scincidés du genre *Anomalopus.*

Dans un certain nombre de cas, toutefois, les doigts présents dans les pattes réduites de quelques lézards à corps serpentiforme ont pu être identifiés; c'est le cas, par exemple pour *Ophiomorus* et pour *Chalcides tridactylus* (SEWERTZOFF 1931), pour des *Scelotes* Afro-Malgaches (RENOUS & GASC 1979), pour diverses espèces de *Leptosiaphos* (PERRET 1982), pour *Chalcides chalcides* (RAYNAUD *et al.* 1987). Ces données seront utilisées dans la discussion des résultats de cette étude.

L'objet du présent travail est donc d'identifier les doigts réduits ou manquants dans les pattes d'espèces naturelles de Reptiles frappées de réduction évolutive. Nous avons utilisé pour cette étude, des spécimens de Scincidés africains obtenus par certains d'entre nous (J.-L. Perret, J. Bons) et d'autres qui nous ont été obligeamment prêtés par des Musées. Une fois définies les modalités de la réduction naturelle chez ces espèces, il sera possible de comparer les règles présidant à cette réduction évolutive à celles régissant la réduction expérimentalement obtenue par voie chimique (par action de la cytosine-arabinofuranoside, un inhibiteur de la synthèse de l'ADN) chez *Lacerta viridis* et de rechercher si un même mécanisme terminal ne serait pas à l'œuvre dans les deux cas de réduction.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les spécimens sur lesquels a porté notre étude sont les suivants:

— Deux exemplaires de *Panaspis (Leptosiaphos) hackarsi* (de Witte), (paratypes, RG 13 447-13 494) provenant de Kamatembe (Zaïre), (altitude: 2100 m), obligeamment prêtés par le Musée royal de l'Afrique centrale, à Tervuren (Belgique).

— Deux exemplaires de *Panaspis (Leptosiaphos) graueri* (Sternfeld), adultes (1 mâle et 1 femelle) provenant du Parc des Virunga (Zaïre).
Un exemplaire de *Panaspis (Leptosiaphos) luberoensis* (de Witte), provenant du Parc des Virunga.
Deux exemplaires de *Panaspis (Leptosiaphos) blochmanni* (Tornier), provenant du Nord Kivn (Zaïre).
Ces cinq exemplaires ont été obligeamment prêtés par le Muséum d'histoire naturelle de Genève (département d'Herpétologie et d'Ichtyologie, leg. G. F. de Witte).

— Des exemplaires de *Chalcides* et de *Sphenops* prêtés par le Laboratoire de Biogéographie et d'Ecologie des Vertébrés, de l'Ecole pratique des Hautes-Etudes, à Montpellier (professeur J. Bons), à savoir:

Un exemplaire adulte de *Chalcides mionecton trifasciatus* (Chabanaud) du Maroc (Sidi Moussa d'Aglou).
Un exemplaire adulte de *Chalcides mionecton mionecton* (Boettger), du Maroc (Cap Rhir).
Un exemplaire adulte de *Chalcides mertensi* (Klausewitz), du Maroc (Tarmilate, Oulmes-les-Thermes).
Un exemplaire adulte de *Sphenops boulengeri* (Anderson), du Maroc (Taouz).
Un exemplaire adulte de *Sphenops sphenopsiformis* (Duméril), du sud-ouest du Maroc (Tan-Tan).

— Un exemplaire de *Chalcides mertensi* (Klausewitz) d'Algérie mis à notre disposition par Mlle Sudre, Conservateur du Muséum d'histoire naturelle de Toulouse (c'est le Seps étiquetté «Seps d'Algérie», n° 1549-1506.

En outre, du matériel récolté en Afrique du Sud par MM. Gasc et Van den Elzen à l'occasion de missions réalisées pour l'Equipe de recherche 121 du CNRS a été réexaminé (exemplaires adultes de *Scelotes brevipes* (Hewitt) et de *Scelotes gronovii* (Daudin), ainsi que de nombreux embryons de ces espèces.

Après photographie des exemplaires étudiés et de leurs membres, les pattes postérieures (et parfois, une patte antérieure) ont été détachées du corps et, après éclaircissement, leur squelette a été coloré à l'alizarine selon une technique mise au point par l'un de nous (M. Clergue-Gazeau) et décrite dans une publication antérieure (Raynaud & Clergue-Gazeau 1986); l'étude de ce squelette permet d'identifier les doigts présents ou manquants, en particulier grâce au repère fourni par le métatarsien V (qui présente une morphologie caractéristique) et à d'autres critères (forme, position, longueur respective des différents métatarsiens et des doigts). La formule digitale est alors établie; nous la présentons ici selon un mode utilisé antérieurement (Raynaud & Clergue-Gazeau 1986): en dessous d'un trait horizontal, les rayons digitaux sont indiqués par des chiffres romains; au-dessus du trait horizontal, un trait vertical indique la présence de l'élément métapodial correspondant au doigt figurant sous le trait horizontal; l'absence d'un élément métapodial est traduite par le chiffre zéro; au-dessus de chaque élément métapodial, un chiffre arabe indique le nombre des phalanges du doigt correspondant (deux chiffres indiquent les variations extrêmes de ce nombre).

Nous examinerons successivement la réduction digitale rencontrée chez les Scincidés du genre *Panaspis* d'Afrique centrale, puis chez ceux des genres *Chalcides* et *Sphenops* d'Afrique du Nord; et enfin, la réduction rencontrée chez les spécimens de *Scelotes* d'Afrique du Sud que nous avons eu la possibilité d'examiner.

RÉSULTATS

Scincidés du genre **Panaspis**, d'Afrique centrale

Panaspis (Leptosiaphos) graueri (Sternfeld, 1912)

Chez cette espèce, les quatre pattes sont pentadactyles; les photographies de la figure 1 montrent la patte postérieure droite en vue externe (1a) et en vue par la face interne (1b); les photographies 1c et 1d montrent une vue générale du squelette de la patte postérieure droite et du tarse de cette patte; ces photographies mettent en évidence les caractéristiques suivantes du squelette.

Bien que pentadactyles, les pattes montrent déjà un certain degré de réduction: le doigt I est court, les deux phalanges proximales du doigt III, les trois phalanges proximales du doigt IV, la phalange proximale des doigts II et V sont relativement courtes; de plus, il manque une phalange au doigt V. Le métatarsien V occupe une position normale, légère-

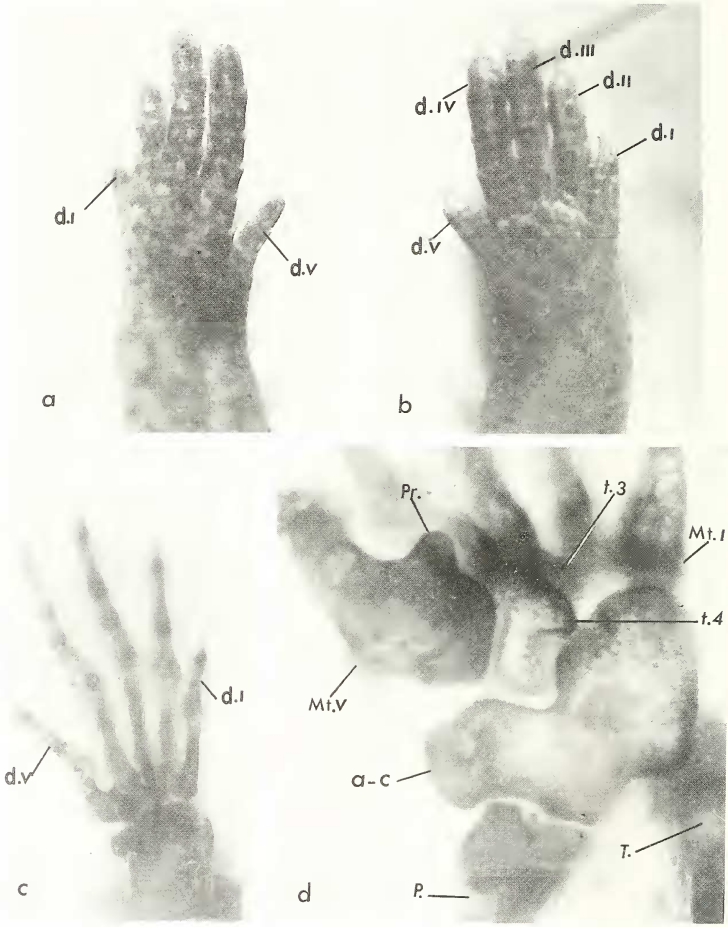


FIGURE 1.

Patte postérieure droite de *Panaspis (Leptosiaphos) graueri*.

a: Patte vue par sa face supérieure (Gr. = 12).
b: Patte vue par sa face interne (Gr. = 12).
c: Squelette de la patte, coloré à l'alizarine. Noter la position et l'incurvation du métatarsien V et le raccourcissement de certaines phalanges aux doigts III et IV (Gr. = 13,5).
d: Tarse, en vue ventrale. Noter le large astragalo-calcaneum (a-c) articulé avec le tarsien 4 (t_4) (cuboïde) et la présence d'une protubérance (Pr.) sur la face interne du métatarsien V (Mt. V) (Gr. = 40).

(d. I à d. V: doigts I à V; P.: Péroné; T.: Tibia; t_3 et t_4: tarsiens distaux 3 et 4).

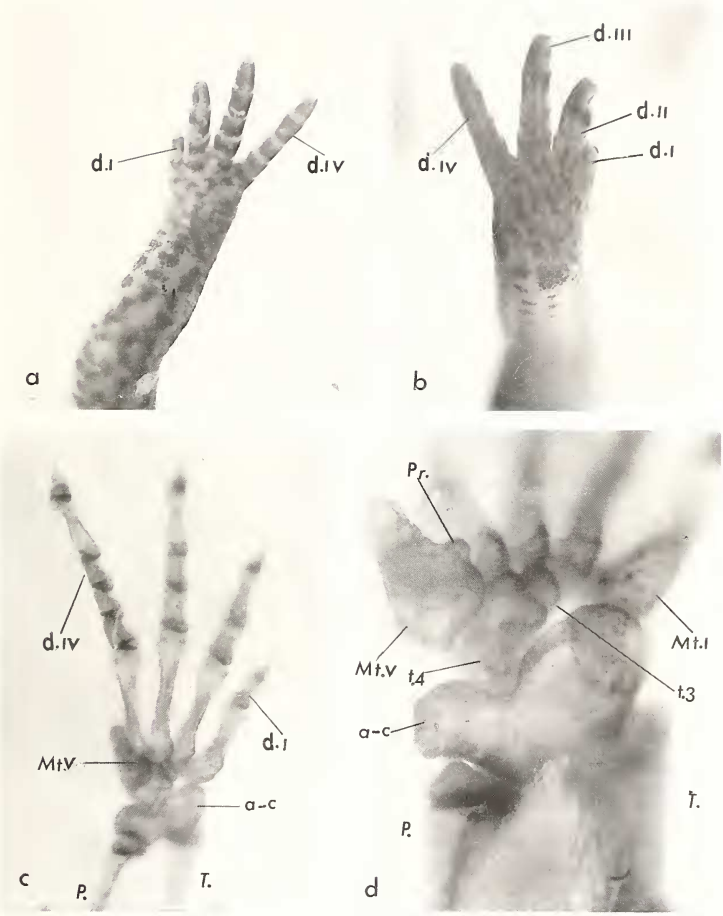


FIGURE 2.

Patte postérieure droite de *Panaspis (Leptosiaphos) hackarsi* (Paratype).

a et b: Patte vue par sa face externe (a) (Gr. = 9,7) et par sa face interne (b) (Gr. = 11,2).

c: Squelette de la patte vue par sa face interne, après éclaircissement et coloration à l'alizarine. Noter la position et l'incurvation du métatarsien V (Mt. V) et les phalanges courtes aux doigts III et IV (Gr. = 18,7).

d: Tarse, en vue ventrale. Noter la position et la forme du métatarsien V (Mt. V) avec sa protubérance (Pr.), la présence des tarsiens 3 (t_3) et 4 (t_4), ce dernier articulé dans une dépression de l'astragalo-calcaneum (a-c) (Gr. = 48,1).

(Mêmes abbréviations que pour la Figure 1).

ment en retrait (en arrière), par rapport aux autres métatarsiens; il présente une assez forte courbure de sa face médiane et inférieure et une protubérance proximale très marquée (fig. 1d). Dans le tarse, il existe deux tarsiens distaux, 3 et 4; le tarsien 4 est large, cuboïde et il s'appuie dans une forte dépression de la face antérieure de l'astragalo-calcaneum indivis. La formule digitale et phalangienne des pieds de cette espèce s'écrit donc:

Phalanges	2	3	4	5	3
Métatarsiens	I	I	I	I	I
Orteils	I	II	III	IV	V

Ce léger début de réduction permet de supposer qu'il puisse exister, chez cette espèce, des exemplaires présentant une réduction plus accentuée (voir PERRET 1982, p. 118).

Panaspis (Leptosiaphos) hackarsi (de Witte, 1941)

Les quatre pattes de cette espèce sont tétradactyles (PERRET 1982); la figure 2 reproduit une photographie de la patte postérieure droite, vue par sa face externe (2a) et par sa face interne (2b), avant éclaircissement, et la figure 2c montre le squelette de cette patte après éclaircissement et coloration à l'alizarine. Il est aisé d'identifier le métatarsien V, situé un peu en arrière des autres et à partie proximale courbe (fig. 2c et 2d); ce métatarsien n'est pas prolongé par des phalanges et ceci établit que dans cette espèce, c'est le doigt V qui est absent, comme l'avait déjà suggéré l'examen externe de la patte (PERRET 1982). L'étude actuelle montre que le doigt I possède deux phalanges, le doigt II en possède trois, le doigt III en possède quatre et le doigt IV en possède cinq. La photographie 2d montre la structure du tarse: il y a un large astragalo-calcaneum indivis, un petit tarsien 3 et un large tarsien 4, cuboïde qui s'articule dans la concavité antérieure de l'astragalo-calcaneum. Le métatarsien V présente du côté plantaire, une protubérance nette (pr., fig. 2d). La formule digitale du pied de cette espèce s'écrit donc:

Phalanges	2	3	4	5	0
Métatarsiens	I	I	I	I	I
Orteils	I	II	III	IV	V

Comme nous le verrons dans ce travail, la disparition du doigt V dans les cas de tétradactylie est peu fréquente.

Panaspis (Leptosiaphos) luberoensis (de Witte, 1933)

L'un de nous (PERRET 1982) a montré que chez cette espèce, les mains ont quatre doigts (dII, dIII, dIV, dV) alors que les pieds sont tridactyles, ne comportant que les doigts II, III et IV. Les photographies a et b de la figure 3 montrent, en vue externe, la patte antérieure gauche et la patte postérieure gauche de l'exemplaire étudié.

L'examen du squelette, coloré à l'alizarine, du pied postérieur droit (fig. 3c et 3d) montre l'absence des doigts I et V: le métatarsien I est présent, bien développé, non prolongé par des phalanges, ainsi que le métatarsien V, courbe, avec une protubérance sur sa face interne, non prolongé par des phalanges; les doigts absents sont donc bien les doigts I et V. Le doigt II a trois phalanges, le doigt III en a quatre et le doigt IV en a cinq. Il y a deux tarsiens distaux (t3 et t4) et un large astragalo-calcaneum indivis, mais présentant un sillon médian. La formule digitale et phalangienne des pieds de cette espèce s'écrit:

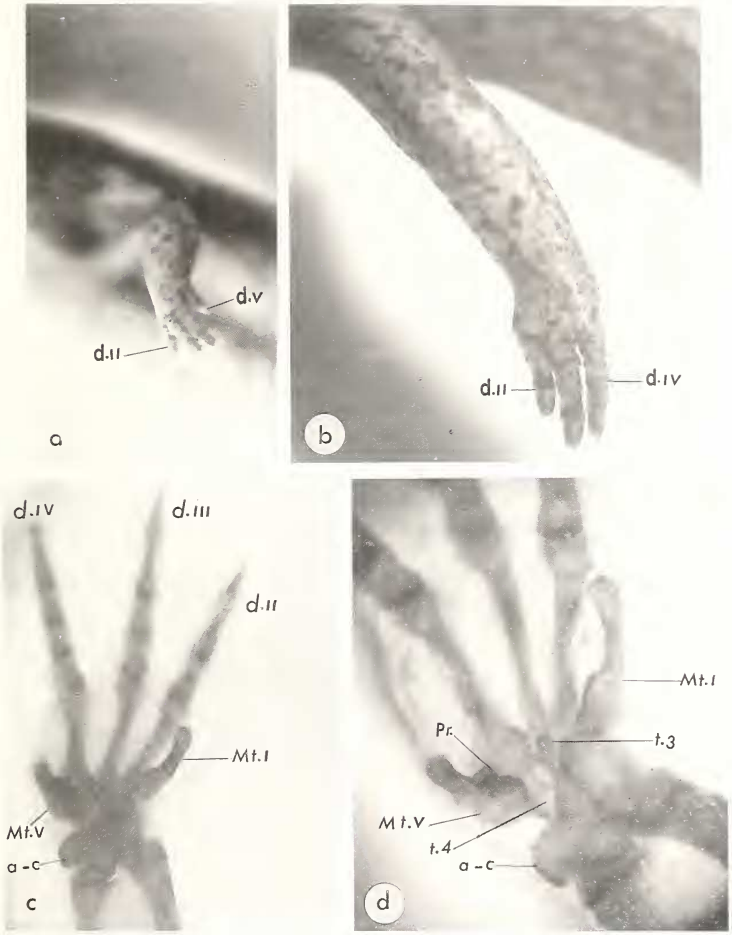


FIGURE 3.

Pattes antérieure gauche (a) et postérieure gauche (b) de *Panaspis (Leptosiaphos) luberoensis* et squelette (c et d) de la patte postérieure droite de cette espèce.

a: Patte antérieure gauche, vue par sa face externe (Gr. = 5,8).
b: Patte postérieure gauche, vue par sa face externe (Gr. = 8,2).
c: Squelette, coloré à l'alizarine, de la patte postérieure droite, vue du côté interne et montrant l'absence des doigts I et V (Gr. = 21).
d: Tarse droit, vu par sa face interne. Ici, également le métatarsien V (Mt. V), légèrement incurvé et réduit présente une protubérance (Pr.): le métatarsien I est bien développé (Gr. = 31,5).
(Mêmes abbréviations que pour la Figure 1).

Phalanges	0	3	4	5	0
Métatarsiens	I	I	I	I	I
Orteils	I	II	III	IV	V

Panaspis (Leptosiaphos) blochmanni (Tornier, 1903)

Comme cela a été établi par l'examen externe (PERRET 1982) mains et pieds de cette espèce sont tridactyles, les doigts présents étant les doigts II, III et IV.

Les photographies a et b de la figure 4 montrent le squelette de l'ensemble de la patte postérieure droite et le tarse vu par sa face interne; elles permettent d'établir la formule phalangienne et d'étudier la structure du tarse. Le doigt II possède trois phalanges, le doigt III en possède quatre et le doigt IV en possède cinq. A noter que dans ces trois doigts, la phalange précédant la phalangette terminale est plus longue que les phalanges qui la précèdent. Le métatarsien I (fig. 4a) est présent, de longueur normale, non prolongé par des phalanges; le métatarsien V est présent, en position normale, avec une face interne courbe et une protubérance (Pr) très marquée (fig. 4b); il n'est pas prolongé par des phalanges; les doigts absents sont donc bien les doigts I et V. Dans le tarse, il y a deux tarsiens distaux (t3 et t4) et un large astragalo-calcaneum. La formule digitale et phalangienne des pieds de cette espèce s'écrit donc:

Phalanges	0	3	4	5	0
Métatarsiens	I	I	I	I	I
Orteils	I	II	III	IV	V

Chalcides chalcides (Linné, 1758) et **Chalcides mertensi** (Klausewitz, 1954)

Le travail de BUSACK (1986) vient de montrer qu'il y avait lieu, sur la base de critères biochimiques et aussi morphométriques, de distinguer spécifiquement *Chalcides chalcides* d'Espagne, de France et d'Italie, de *Chalcides mertensi* d'Afrique du Nord. Les deux espèces dériveraient d'un ancêtre commun ayant peuplé l'Afrique du Nord à partir de l'Europe à travers le détroit de Gibraltar, avant le Pliocène.

Plusieurs exemplaires de Seps tridactyles de la côte méditerranéenne française et d'Afrique du Nord ont pu être étudiés; certains ont déjà fait l'objet d'une description en ce qui concerne la réduction digitale (RAYNAUD *et al.* 1987).

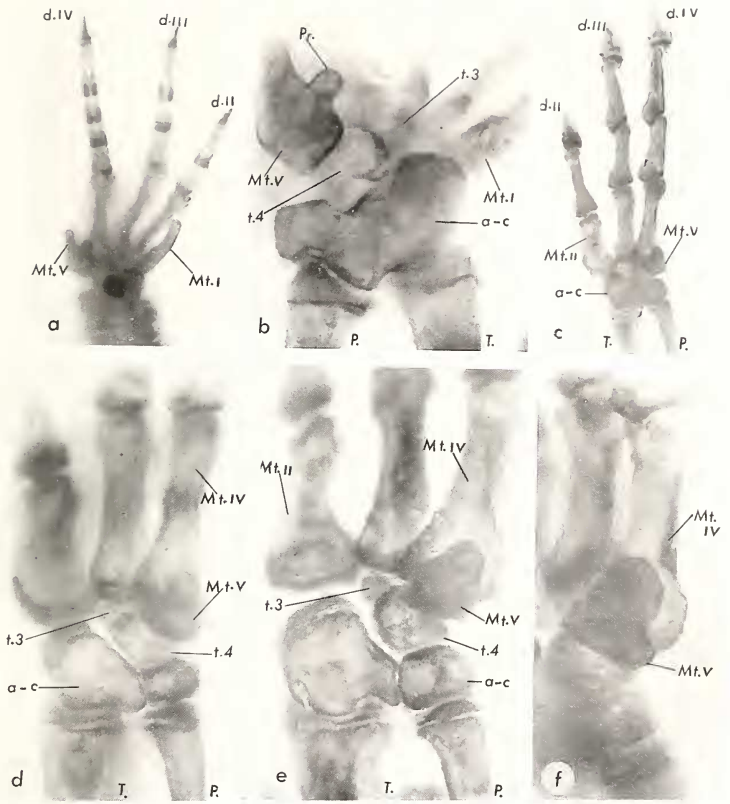
FIGURE 4.

Pattes de *Panaspis (Leptosiaphos) blochmanni* (a et b) et de *Chalcides chalcides* (c à f).

a: Squelette coloré à l'alizarine, de la patte postérieure droite, vue par sa face interne, d'un *Leptosiaphos blochmanni*. Les métatarsiens I et V sont présents, non prolongés par des phalanges, ce qui permet d'établir que les doigts présents sont les doigts II, III et IV (d. II, d. III et d. IV) (Gr. = 15,3).

b: Tarse d'un exemplaire de *Leptosiaphos blochmanni*. Noter la protubérance accentuée (Pr.) sur le métatarsien V (Mt. V), la présence des tarsiens distaux 3 et 4 (t. 3 et t. 4), le large astragalo-calcaneum (a-c).
(Mt. I: métatarsien I; P.: Péroné; T.: Tibia) (Gr. = 62,7).

c: Squelette, coloré à l'alizarine, de la patte postérieure droite, vue par sa face interne, d'un Seps tridactyle *(Chalcides chalcides)* de Nice.
(Mêmes abbréviations que pour les figures précédentes). (Gr. = 14,7).



d: Tarse d'un Seps tridactyle *(Chalcides chalcides)* de Méounès (département du Var). Noter la position et la forme caractéristiques du métatarsien V (Mt. V) avec sa face médiane fortement incurvée; les tarsiens distaux 3 et 4 (t. 3 et t. 4) sont présents, le tarsien 4, de forme cuboïde s'articulant dans une dépression de l'astragalo-calcaneum (a-c), ici subdivisé par un sillon. La position relative du métatarsien V, du métatarsien IV (Mt. IV), des tarsiens 3 et 4 et de la dépression de la face antérieure de l'astragalo-calcaneum est la même que chez une espèce tétradactyle telle que le *Sphenops sphenopsiformis* (figs 8c et 8d), ce qui constitue une preuve supplémentaire de l'exactitude de l'identification, en tant que métatarsien V, du métatarsien latéral du Seps tridactyle (Gr. = 34,5).

e: Tarse d'un Seps tridactyle *(Chalcides mertensi)* d'Algérie. Le métatarsien V occupe sa position habituelle, légèrement en arrière (proximalement) du métatarsien IV, mais ici, sa face interne ne présente pas de dépression nette.

(Mêmes abbréviations que pour les figures précédentes) (Gr. = 32).

f: Une partie du tarse d'un Seps tridactyle *(Chalcides mertensi)* du Maroc (Tarmilate, Oulmes-les-Thermes) montrant l'aspect du métatarsien V (Mt. V) dont la face située du côté médian ne présente pas d'incurvation. (Mt. II et Mt. IV: métatarsiens II et IV; autres abbréviations, comme pour les figures précédentes). La comparaison des figures c et d d'une part et e et f, de l'autre, met en évidence les variations de forme du métatarsien V chez ces Seps d'origine géographique différente. (Gr. = 37,7).

D'une manière générale, on peut dire que tous les individus de ces deux espèces de Seps sont frappés de tridactylie et que l'étude du squelette montre que les doigts présents aux mains et aux pieds sont les doigts II, III et IV; ces doigts ont un nombre de phalanges réduit: il en manque une à chacun des doigts de la main; il en manque une à chacun des orteils II et III et il en manque deux à l'orteil IV. Ces Seps possèdent deux tarsiens distaux: un tarsien 3, petit et ovoïde, un tarsien 4 assez volumineux, cuboïde, articulé dans une dépression antérieure de l'astragalo-calcaneum (ici subdivisé en deux constituants); en outre, ces Seps présentent une réduction accentuée du métatarsien V; d'autre part, alors que chez les Seps de la côte méditerranéenne française *(Chalcides chalcides)* la face de ce métatarsien V dirigée du côté médian présente une forte dépression et possède à sa base une petite protubérance (fig. 4d, Seps du Var), chez tous les Seps tridactyles d'Afrique du Nord *(Chalcides mertensi)* que nous avons étudiés (deux exemplaires d'Algérie, un du Maroc), le métatarsien V a perdu ces caractéristiques: il ne présente pas d'incurvation de sa face médiane, ni de protubérance à sa base (figs 4e et 4f); c'est vraisemblablement là une autre marque de la différenciation de ces deux espèces. La formule digitale et phalangienne des pieds de ces Seps tridactyles s'écrit:

Phalanges	0	2	3	3	0
Métatarsiens	O	I	I	I	I
Orteils	I	II	III	IV	V

Chalcides mionecton trifasciatus (Chabanaud, 1917)

Les membres, chez cette espèce sont pentadactyles. Aux mains (fig. 5a), les doigts sont courts: le doigt I mesure 0,6 mm, le doigt II mesure 1,2 mm, le doigt III, le plus long mesure 1,5 mm, le doigt IV, 1,3 mm et le doigt V, 0,9 mm. Aux pieds (fig. 5b), les doigts sont plus longs qu'à la main et le doigt IV est nettement plus long que les autres doigts (il mesure 4,8 mm alors que le doigt I mesure 1,1 mm, le doigt II, 2,0 mm, le doigt III, 3,2 mm et le doigt V, 1,5 mm). La photographie C de la figure 5 montre le squelette de la patte postérieure gauche et la photographie d, la structure du tarse, chez le spécimen étudié. Le métatarsien V est en position habituelle, avec une portion proximale courbe et une protubérance nette du côté plantaire. Dans le tarse, il y a deux tarsiens distaux: un large tarsien 4, cuboïde, articulé dans la dépression antérieure de l'astragalo-calcaneum (ici subdivisé) et un tarsien 3 plus petit, allongé dans le sens radiaire (figure 5d). L'épiphyse proximale du métatarsien II a une forme un peu plus allongée qu'habituellement (fig. 5d). Le doigt I comporte deux phalanges, le doigt II en possède trois, le doigt III en possède quatre, le doigt IV en a cinq et le doigt V n'en possède que trois. La formule digitale et phalangienne des pieds de cette espèce s'écrit:

Phalanges	2	3	4	5	3
Métatarsiens	I	I	I	I	I
Orteils	I	II	III	IV	V

Chalcides mionecton mionecton (Boettger, 1873)

Les membres de cette espèce sont tétradactyles. Aux mains (fig. 6a), le doigt III est un peu plus long que les autres; aux pieds (fig. 6b), le doigt IV est nettement plus long que les autres doigts. L'examen du squelette du pied, après coloration à l'alizarine (fig. 6c) montre que le doigt manquant est le doigt V: il existe, en effet, un métatarsien V en posi-

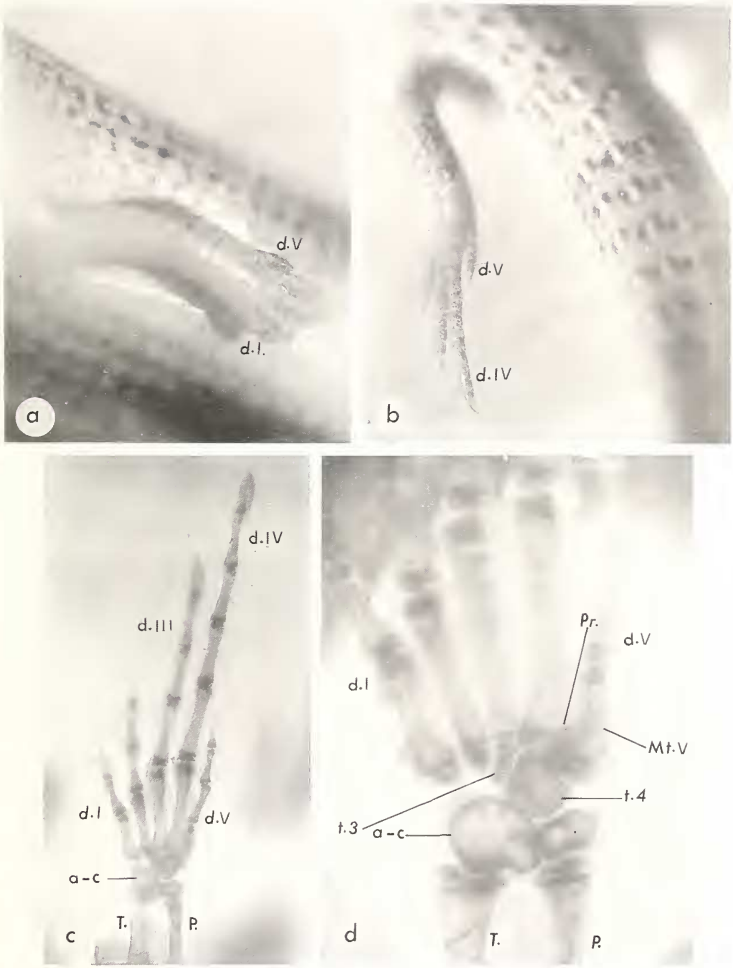


FIGURE 5.

Pattes antérieures et postérieures pentadactyles, de *Chalcides mionecton trifasciatus* (Chabanaud).

a: Patte antérieure gauche; noter le raccourcissement des doigts. (d. I: doigt I; d. V: doigt V) (Gr. = 6,6).

b: Patte postérieure gauche; ici, les doigts sont longs, le doigt IV (d. IV) étant le plus long (le doigt I n'est pas visible sur cette photographie); (d. V: doigt V) (Gr. = 5,3).

c: Squelette, coloré à l'alizarine, de la patte postérieure gauche vue par sa face interne (a-c: astragalo-calcaneum; P.: Péroné; T.: Tibia. d. I-d. V: doigts I à V) (Gr. = 10).

d: Tarse, coloré à l'alizarine, vu du côté interne (a-c: astragalo-calcaneum subdivisé; d. I: doigt I; d. V: doigt V; Mt. V: métatarsien V; Pr.: Protubérance sur le métatarsien V; t. 3 et t. 4: tarsiens distaux 3 et 4; P.: Péroné; T.: Tibia (Gr. = 29,3).

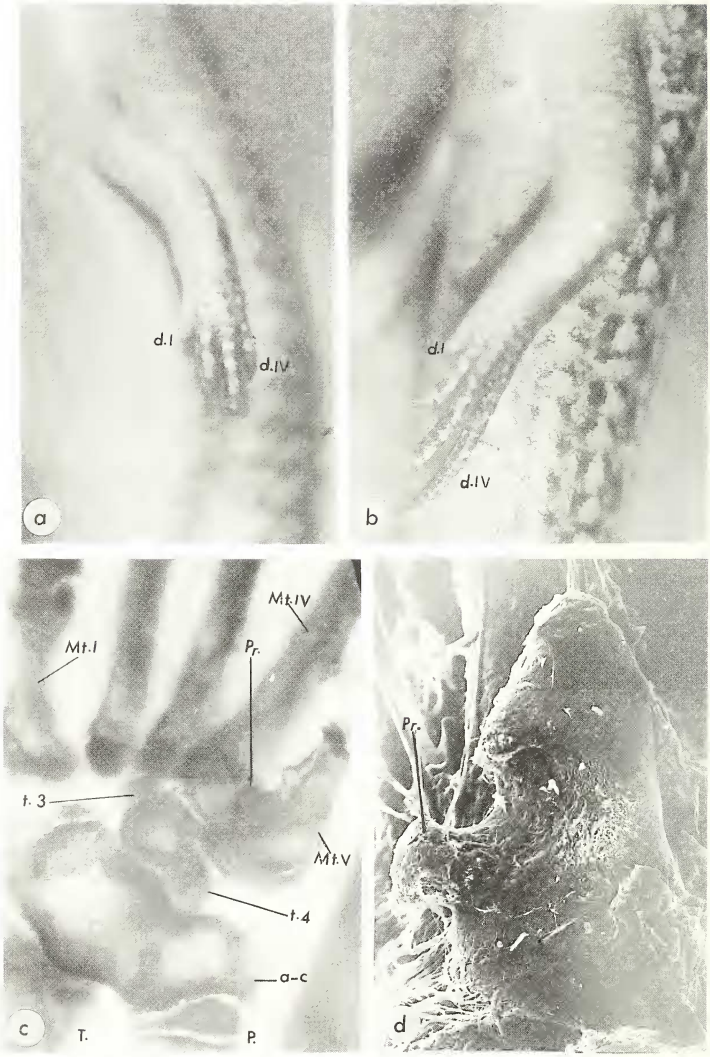


FIGURE 6.

tion normale et à morphologie caractéristique (avec une protubérance basale très accusée et une petite saillie antérieure) (fig. 6c et 6d); une vue de ce métatarsien V en micoscopie à balayage a été donnée dans un travail antérieur (RAYNAUD *et al.* 1987). Ce métatarsien V n'est pas prolongé par des phalanges. Dans le tarse (fig. 6c), il y a un tarsien distal 3 et un large tarsien distal 4. L'astragalo-calcaneum présente un sillon assez profond du côté péronéal. La formule digitale et phalangienne du pied de cette espèce s'écrit:

Phalanges	2	3	4	5	0
Métatarsiens	I	I	I	I	I
Orteils	I	II	III	IV	V

Sphenops boulengeri (Anderson, 1892)

Il s'agit là d'animaux dépigmentés, à museau pointu et dont les orifices auditifs ne sont pas visibles. Les pattes sont pentadactyles; aux mains, les doigts sont courts, le doigt III étant à peine plus long que le doigt IV; aux pieds, le doigt IV est nettement plus long que les autres.

La figure 7b montre une vue générale du tarse, coloré à l'alizarine. Le métatarsien V présente une protubérance (Pr.) nette sur le côté interne de sa partie proximale, mais son incurvation est moins accusée que chez les espèces précédentes. Dans le tarse, on reconnaît un tarsien distal 3 (t. 3, fig. 7b) et un large tarsien distal 4 (t. 4, fig. 7b), cuboïde. La formule digitale et phalangienne des pieds s'écrit:

Phalanges	2	3	4	5	4
Métatarsiens	I	I	I	I	I
Orteils	I	II	III	IV	V

PASTEUR & BONS (1960) ont noté que l'orteil V pouvait, chez certains exemplaires être réduit à un très court moignon.

Dans la main (fig. 7a), les carpiens 2, 3, 4 et 5 sont présents ainsi qu'un «centrale» réduit. La formule digitale et phalangienne des mains s'écrit:

FIGURE 6.

Pattes antérieure et postérieure, tétradactyles, de *Chalcides mionecton mionecton* (Boettger); vues externes et squelette.

a: Patte antérieure gauche; les doigts sont relativement courts; le doigt manquant est le doigt V (d. I: doigt I; d. IV: doigt IV) (Gr. = 8).

b: Patte postérieure gauche; les doigts sont longs; le doigt le plus long est le doigt IV (d. IV); le doigt manquant est le doigt V (Gr. = 6,6).

c: Tarse gauche, vu par la face plantaire. Le métatarsien V (Mt. V) occupe sa position habituelle mais n'est pas prolongé par des phalanges; il possède une protubérance sur sa face médiane, protubérance bien marquée (Pr.). Il y a deux tarsiens distaux, les tarsiens 3 (t. 3) et 4 (t. 4). (a-c: astragalo-calcaneum; Mt. I et Mt. IV: métatarsiens I et IV; P.: Péroné; T.: Tibia) (Gr. = 59,1).

d: Métatarsien V vu en microscopie à balayage; noter la protubérance (Pr.) et la concavité de sa face médiane. (Gr. = 140).

Phalanges	2	3	4	4	3
Métacarpiens	I	I	I	I	I
Doigts	I	II	III	IV	V

PASTEUR & BONS (1960) ont constaté que le doigt I pouvait être réduit à un court moignon.

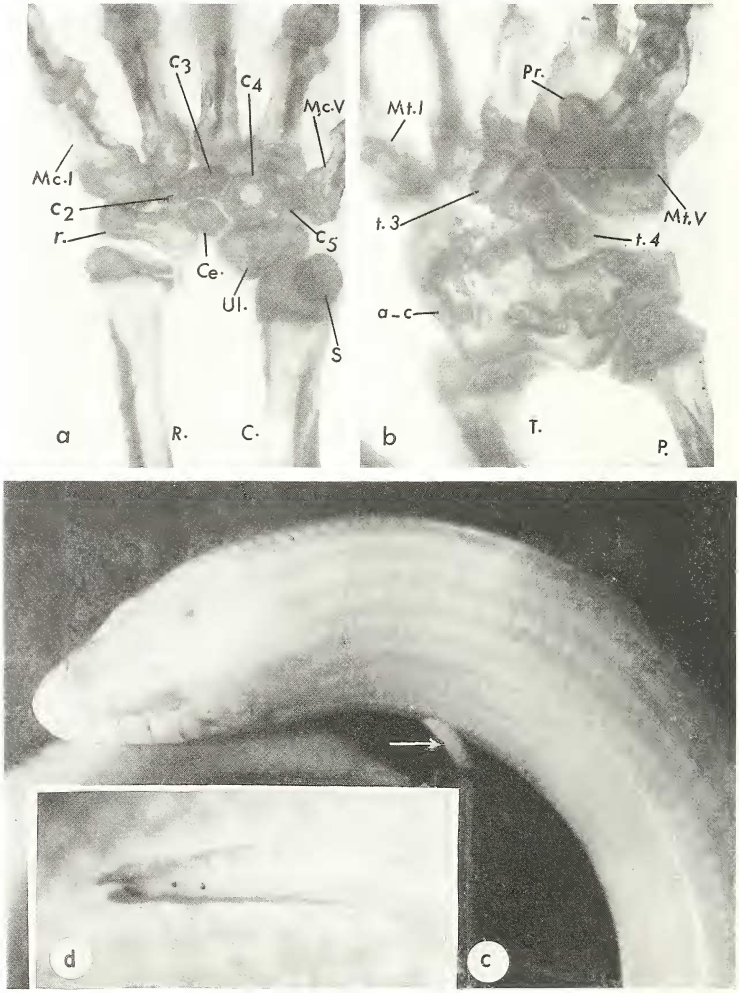


FIGURE 7.

Sphenops sphenopsiformis (Duméril, 1856)

Ces animaux ont, comme les précédents, un corps non pigmenté; l'œil et le creux auditif sont recouverts par des écailles (fig. 7c).

Les pattes antérieures sont courtes et en général, bidactyles (PASTEUR & BONS 1960) (fig. 7d); la longueur des doigts est comprise entre 0,5 et 0,7 mm. Les pattes postérieures, mieux développées sont tétradactyles (fig. 8a), la longueur des doigts étant comprise entre 1,5 et 4,0 mm, le doigt IV étant le plus long.

Dans la main, la position relative des deux métacarpiens par rapport aux quatre carpiens distaux présents et la position de ces derniers par rapport à l'ulnaire et au radius permettent d'identifier les carpiens en tant que carpiens distaux 2, 3, 4 et 5 et, par voie de conséquence, d'identifier les deux doigts présents en tant que doigts III et IV. La formule digitale et phalangienne des mains s'écrit donc:

Phalanges	0	0	2	3	0
Métacarpiens	O	O	1	1	O
Doigts	I	II	III	IV	V

Dans les pieds (figs 8b, 8c, 8d) on note la présence d'un métatarsien V en position habituelle, mais court, peu incurvé, possédant une protubérance moins marquée que celle du *Sphénops boulengeri;* dimensions et caractéristiques morphologiques témoignent d'une nette réduction de ce métatarsien (voir RAYNAUD *et al.* 1987); ce métatarsien n'étant pas prolongé par des phalanges, la tétradactylie résulte donc, ici aussi, de l'arrêt du développement du doigt V, comme l'avaient déduit PASTEUR & BONS (1960) de l'examen de la morphologie externe du pied. Dans le tarse (figs 8c et 8d), il y a un tarsien distal 3, ovoïde et un tarsien distal 4, cuboïde qui s'appuie dans une large dépression de la face antérieure de l'astragalo-calcaneum. La formule digitale et phalangienne des pieds s'écrit donc:

Phalanges	2	3	4	5	0
Métatarsiens	I	I	1	1	I
Orteils	I	II	III	IV	V

FIGURE 7.

En haut, carpe et Tarse de *Sphenops boulengeri* (Anderson). En bas, partie antérieure du corps et patte antérieure de *Sphenops sphenopsiformis* (Duméril).

a: Carpe gauche, vu du côté interne, de *Sphenops boulengeri.* Noter la présence de 4 carpiens distaux (c_2-c_5) et d'un central (Ce.). (C.: cubitus; r.: radial; Mc. I et Mc. V: Métacarpiens I et V; R.: Radius; S.: Sésamoïde; Ul.: Ulnaire) (Gr. = 37,5).

b: Tarse gauche, vu par sa face plantaire, de *Sphenops boulengeri.* (a-c: astragalo-calcaneum; Mt. I et Mt. V: Métatarsiens I et V; P.: Péroné; Pr.: Protubérance sur le métatarsien V; t. 3 et t. 4: tarsiens distaux 3 et 4. (Gr. = 31,9).

c: Partie antérieure du corps, dépigmenté, d'un *Sphenops sphenopsiformis,* montrant la patte antérieure très réduite (flèche) (Gr. = 3,7).

d: Vu à un plus fort grossissement (Gr. = 8) de la patte antérieure gauche réduite et bidactyle, du *Sphenops sphenopsiformis* de la figure C.

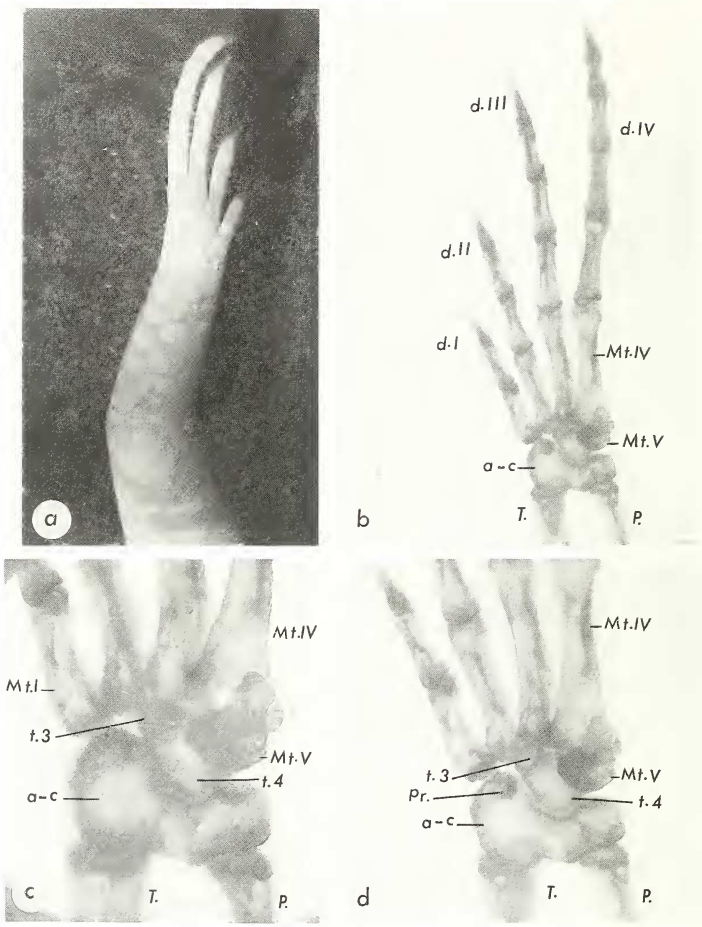


FIGURE 8.

Pattes tétradactyles, de *Sphenops sphenopsiformis* (Duméril).

a: Vue, par sa face externe, de la patte postérieure gauche; cette patte est tétradactyle, le doigt manquant étant le doigt V. (Gr. = 6,3).

b: Vue d'ensemble, du squelette de la patte postérieure gauche, vue du côté interne; la présence du métatarsien V (Mt. V), aisément identifiable, non prolongé par des phalanges montre que la tétradactylie est due à l'absence du développement du doigt V. (a-c: astragalo-calcaneum; d. 1-d. V: doigts I à V; Mt. IV et Mt. V: métatarsiens IV et V; P.: Péroné; T.: Tibia). (Gr. = 11,9).

c et d: Tarse et Métatarse, à deux grossissements différents, de la patte postérieure gauche. La photographie c met en évidence la morphologie du métatarsien V (Mt. V), réduit, permettant une comparaison avec le métatarsien V réduit et avec l'ensemble du tarse du Seps tridactyle (photographies des figures 4_c, 4_d, 4_e). La photographie d montre la petite saillie osseuse (Pr.) existant sur l'astragalo-calcaneum (a-c) et les tarsiens distaux 3 (t. 3) et 4 (t. 4). (Mt. IV et Mt. V: métatarsiens IV et V; P.: Péroné; T.: Tibia). (Gr. = 28 pour la figure c et Gr. = 20,6 pour la figure d).

Scelotes SUD-AFRICAINS

Nous avons eu la possibilité d'examiner les membres des deux espèces suivantes:

Scelotes brevipes (Hewitt, 1925)

La structure des pattes postérieures des *Scelotes brevipes* adultes a été mentionnée dans un travail antérieur (RAYNAUD & VAN DEN ELZEN 1978); les coupes histologiques montrent la présence d'un fémur ossifié assez long, puis d'un tibia et d'un péroné restés cartilagineux et fusionnés dans leur partie proximale et distale; ces éléments sont prolongés par une courte tigelle cartilagineuse représentant l'ébauche d'un doigt rudimentaire (qui n'a pu être identifié).

Scelotes gronovii (Daudin, 1802)

Les membres postérieurs comportent un fémur ossifié, un tibia et un péroné ossifiés et fusionnés sur une courte longueur de leur partie proximale et de leur partie distale, un tarse réduit et un doigt ossifié (RAYNAUD & VAN DEN ELZEN 1978); ce doigt unique comporte un métatarsien et deux phalanges. L'étude de la position de cette ébauche digitale sur des coupes histologiques de membres d'embryons âgés permet d'établir qu'il s'agit de l'ébauche du doigt IV.

DISCUSSION

L'examen du squelette des pattes des espèces de Scincidés africains étudiés dans ce travail nous a révélé l'existence de nombreux cas de réduction digitale; les doigts réduits ou absents ont pu être identifiés et les formules phalangiennes et digitales, établies.

Divers degrés de réduction ont été rencontrés et ils peuvent être classés dans un ordre de gravité croissante de la réduction:

1 — *Réduction phalangienne chez des espèces pentadactyles.*

Chez *Panaspis (Leptosiaphos) graueri,* les phalanges proximales (phalanginule, phalanginette) des doigts III et IV, la phalange proximale des doigts II et V sont courtes par rapport aux autres phalanges et l'orteil V ne comporte que trois phalanges.

Chez *Sphenops boulengeri,* il n'y a que 4 phalanges au doigt IV de la main (c'est-à-dire un même nombre qu'au doigt III), alors qu'il y en a cinq à l'orteil IV.

Chez *Chalcides mionecton trifasciatus,* il n'y a que trois phalanges à l'orteil V.

On peut considérer que ces cas correspondent à une première réduction qui ne touche pas le nombre des doigts, mais intéresse seulement la différenciation des phalanges des rayons digitaux. Chez la plupart des Sauriens à membres plus complets, toutes les phalanges des doigts et des orteils sont relativement longues et leur nombre est plus élevé (2, 3, 4, 5, 4, respectivement aux orteils I à V, par exemple). Rappelons qu'une réduction ou une perte de phalanges à certains doigts de la main ou du pied ont été observés chez d'autres espèces, en particulier dans le genre *Cnemaspis* (Strauch) (sous-genre *Ancylodactylus,* espèces *spinicollis, occidentalis*) (PERRET 1986).

2 — *Cas de tétradactylie.*

Ils sont relativement nombreux puisqu'ils ont été observés chez trois des espèces étudiées: *Panaspis (Leptosiaphos) hackarsi, Sphenops sphenopsiformis* et *Chalcides mionecton mionecton*. Chez ces trois espèces, c'est l'orteil V qui fait défaut aux pieds, et le nombre des phalanges aux autres orteils est normal, étant respectivement de 2, 3, 4, 5 pour les orteils I, II, III, IV. Notons que le métatarsien V est présent chez les trois espèces. Cette absence de l'orteil V représente un mode de réduction assez inhabituel car, pour la grande majorité des Scincomorphes, c'est le doigt I qui manque dans les cas de tétradactylie. Chez les Scincidés africains suivants appartenant au sous-genre *Leptosiaphos,* le doigt I fait défaut aux mains tétradactyles de *L. aloysiibaudiae,* de *L. meleagris,* de *L. hackarsi,* de *L. luberoensis* (PERRET 1982). Chez *Chalcides sepsoides,* c'est aussi le doigt I qui fait défaut aux pattes tétradactyles (SEWERTZOFF 1931).

3 — *Cas de tridactylie.*

Quatre des Scincidés étudiés présentent de la tridactylie: chez *Leptosiaphos blochmanni,* chez *Chalcides chalcides* et chez *Chalcides mertensi* les quatre membres sont tridactyles. Chez *Leptosiaphos luberoensis,* les mains sont tétradactyles, les pieds tridactyles (PERRET 1982). L'étude du squelette des membres nous a permis de préciser la formule digitale et phalangienne de ces espèces (voir ci-dessus); cette étude montre que la tridactylie a conservé les doigts II, III et IV; les métatarsiens des cinq doigts sont présents chez *Leptosiaphos blochmanni* et chez *Leptosiaphos luberoensis,* tandis que le métatarsien I ne se forme pas chez le Seps tridactyle (*Chalcides chalcides* et *Ch. mertensi*). D'autre part, le nombre de phalanges aux doigts et aux orteils est resté normal chez les deux espèces tridactyles de *Leptosiaphos* alors qu'il est réduit chez les Seps tridactyles, qui représentent une étape plus avancée de la réduction digitale.

Rappelons qu'une réduction phalangienne a été également notée aux pieds d'*Ophiomorus tridactylus* (le nombre de phalanges étant respectivement de 2, 3, 4 aux orteils II, III et IV (SEWERTZOFF 1931)), aux mains et aux pieds de *Scelotes caffer* (RENOUS & GASC 1979), aux pieds de *Scelotes angolensis* et de *Scelotes crenni* (RENOUS & GASC 1979) (chez ces trois espèces, la formule phalangienne est de 2, 3, 3). La réduction phalangienne peut être plus accentuée et se traduire par la formule 1-2-2 aux orteils II, III et IV de *Scelotes trilineatus* (RENOUS & GASC 1979); mais nous manquons encore de données sur la formule métapodiale de ces espèces.

4 — *Cas de bidactylie.*

Chez *Sphenops sphenopsiformis,* PASTEUR & BONS (1860) avaient signalé la bidactylie aux pattes antérieures. L'étude actuelle montre que cette bidactylie a conservé les doigts III et IV et qu'elle s'accompagne d'une réduction phalangienne (le doigt III ne possède que deux phalanges, le doigt IV n'en possède que trois, alors que chez un Sphenops pentadactyle *(Sphenops boulengeri),* les doigts III et IV possèdent quatre phalanges.

Cette configuration doit être rapprochée de la structure bidactyle de la patte d'*Ophiodes striatus* formée des doigts III et IV, ainsi que l'a établi SEWERTZOFF (1931) et de celle de pieds bidactyles de *Scelotes bipes* (TIEDEMANN & TIEDEMANN 1975) et de *Scelotes bidigittatus* comportant les orteils III et IV (RENOUS & GASC 1979). Notons que comme dans la patte antérieure de *Sphenops sphenopsiformis,* dans la patte postérieure de *Scelotes bipes,* les éléments métapodiaux I, II et V sont absents et les doigts persistants n'ont qu'un

nombre réduit de phalanges (deux phalanges au doigt III, trois au doigt IV) (TIEDEMANN & TIEDEMANN 1975).

5 — *Cas de Monodactylie.*

Un seul cas de monodactylie a été rencontré parmi les espèces étudiées dans ce travail; il a trait aux membres postérieurs de *Scelotes gronovii:* le doigt présent est le doigt IV; il ne possède que deux phalanges. Rappelons que chez un anguimorphe, *Ophisaurus apodus,* SEWERTZOFF (1931) a montré que le membre postérieur, monodactyle, se terminait également par le doigt IV.

LES MODALITÉS DE LA RÉDUCTION DIGITALE CHEZ LES SCINCIDES ÉTUDIÉS

L'étude qui vient d'être effectuée permet d'établir les règles qui président à la réduction digitale évolutive chez les espèces de Scincidés étudiées.

1 — Le type de réduction le plus faible rencontré consiste en une réduction phalangienne dans des pattes restées pentadactyles et sans modification des éléments métapodiaux.

2 — La tétradactylie, deuxième type de réduction observé est réalisée chez ces espèces par perte soit du doigt V (chez trois espèces), soit du doigt I (chez plusieurs autres espèces). Cette tétradactylie s'accompagne ou non d'une réduction phalangienne, mais tous les éléments métapodiaux sont conservés.

3 — La tridactylie, étape suivante de la réduction se rencontre aux mains ou aux pieds de trois des Scincidés étudiés; elle est réalisée par la perte des doigts I et V. Dans deux cas, la formule métapodiale n'est pas modifiée, ni le nombre des phalanges. Chez *Chalcides chalcides* et *Ch. mertensi,* qui présentent une réduction plus accentuée, l'élément métapodial I fait défaut aux mains et aux pieds, alors que l'élément métapodial V est présent et que les doigts restants (II, III et V) présentent une réduction phalangienne.

4 — La bidactylie n'a été rencontrée qu'aux mains d'une des espèces étudiées *(Sphenops sphenopsiformis);* elle est réalisée par perte des doigts I, II et V. Elle s'accompagne de l'absence des éléments métapodiaux I, II et V et d'une réduction phalangienne.

5 — La monodactylie, rencontrée seulement chez une des espèces étudiées *(Scelotes gronovii)* a conservé le doigt IV, qui présente une réduction phalangienne. Les éléments métapodiaux autres que ceux du doigt IV font défaut.

Comparaison entre les modalités de la réduction digitale naturelle et de la réduction digitale expérimentale obtenue au moyen de l'Ara-C. Le mécanisme terminal réalisant la réduction.

Dans un travail antérieur (RAYNAUD & CLERGUE-GAZEAU 1986), les modalités de la réduction digitale déterminée par l'action de la cytosine-arabinofuranoside chez les embryons de *Lacerta viridis* ont été ainsi définies:

a) La tétradactylie est obtenue par le non-développement du doigt I dans la grande majorité des cas; l'absence du doigt V n'a été constatée que chez un embryon parmi 22 tétradactyles (soit un peu moins de 5% des cas) (RAYNAUD 1988). L'arrêt électif fréquent du doigt I dans cette réduction expérimentale a été mis en rapport avec la différenciation tardive de ce rayon digital.

b) La tridactylie est obtenue par le non-développement des doigts I et V dans 80% des cas; dans 20% des cas, elle est réalisée par le non-développement des doigts I et II. Dans tous ces cas, il y a réduction phalangienne associée, perte de l'élément métapodial I (parfois du II), mais le métatarsien V reste présent.

c) La bidactylie comporte la persistance des doigts III et IV, avec réduction phalangienne et métapodiale.

d) La monodactylie laisse subsister le doigt IV, avec réduction phalangienne et métapodiale.

La comparaison des règles, qui viennent d'être rappelées, régissant la réduction digitale expérimentale au moyen de l'Ara-C et des règles régissant la réduction digitale évolutive (définies dans ce travail chez les espèces de Scincidés étudiées) met en évidence une grande similitude entre les modalités de la réduction expérimentale provoquée par l'Ara-C et les modalités de la réduction évolutive: les doigts persistants dans les cas de monodactylie, de bidactylie, de tridactylie et dans plusieurs cas de tétradactylie sont les mêmes dans les deux types de réduction. Cette constatation, complétant les observations antérieures (RAYNAUD & CLERGUE-GAZEAU 1986) et le fait que les étapes de la réduction (mises en évidence par l'étude histologique des stades embryonnaires) sont très semblables dans les cas étudiés (RAYNAUD 1986) suggèrent l'intervention d'un mécanisme terminal semblable dans les deux types de réduction, évolutive et expérimentale. Ce mécanisme consiste très vraisemblablement en un arrêt ou en un fléchissement temporaires de la synthèse d'ADN dans les cellules mésoblastiques de l'ébauche du membre, ce qui entraîne un arrêt ou un ralentissement de la formation ou de la croissance des rayons digitaux (RAYNAUD 1986, RAYNAUD & KAN 1988).

Dans le cas de la réduction évolutive, le fléchissement de la synthèse d'ADN dans les ébauches mésoblastiques des membres pourrait être la conséquence d'une déficience fonctionnelle généralisée ou localisée de la crête apicale. Il a été démontré que la crête apicale suscite une synthèse d'ADN dans les cellules mésoblastiques sous-jacentes de l'autopode (expérience réalisée par REITER & SOLURSH (1982) sur les cellules mésoblastiques en culture, de l'ébauche du membre du Poulet). La déficience fonctionnelle générale de la crête apicale (ou sa dégénérescence prématurée comme cela se produit chez l'embryon d'Orvet *(Anguis fragilis)*) peut entraîner l'arrêt total du développement de l'ébauche du membre si elle survient précocement ou l'arrêt de la formation ou de l'allongement de certains rayons digitaux (ceux qui se forment les derniers si elle est tardive (RAYNAUD 1977)). Mais on peut, aussi, envisager une déficience localisée de certaines portions de la crête apicale: les travaux de ROWE & FALLON (1981) chez l'embryon de Poulet ont montré que les différentes régions de la crête apicale contrôlent le développement des parties correspondantes du mésoderme sous-jacent, c'est-à-dire des rayons digitaux qui se formeront dans ces parties sous-jacentes. Une première observation pouvant constituer une vérification de cette conception a été effectuée chez les embryons du Seps tridactyle *(Chalcides chalcides)*: ici, la crête apicale est atrophiée au-dessus du territoire mésodermique du rayon V et, précisément, ce rayon ne se développe pas (seul l'élément métapodial V se différencie) (RAYNAUD, 1987). L'étude histologique de la formation des membres chez les espèces de *Leptosiaphos* présentant une réduction digitale devra être entreprise pour vérifier cette interprétation et connaître les modalités morphogénétiques de cette réduction digitale [1].

[1] Notons que MILAIRE (1977) avait déjà envisagé une atténuation locale de l'activité fonctionnelle de la crête apicale de l'ébauche du membre pour rendre compte de la diminution de l'activité proliférative du mésoblaste dans le territoire de certains rayons digitaux chez des embryons de Mammifères (Rat, Souris).

A ce mécanisme général de réduction peuvent se surajouter des particularités spécifiques d'ordre génétique touchant, par exemple, à la lenteur ou à la rapidité de différenciation de certains rayons digitaux (en particulier, les rayons I ou V) ce qui pourrait expliquer la persistance tantôt du doigt I, tantôt du doigt V dans les divers cas de tétradactylie.

Ajoutons que dans tous les cas de tridactylie, le doigt IV est toujours conservé. La description d'un type de tridactylie I, II, III, chez *Chalcides chalcides* résultait d'une interprétation erronée, comme nous l'avons montré récemment (RAYNAUD *et al.* 1987). Il en est probablement de même pour les autres, rares, cas de tridactylie I, II, III dont on trouve encore mention dans la littérature: la formule digitale de ces espèces devrait être réexaminée sur la base des éléments métapodiaux présents, caractéristiques, en particulier après identification du métatarsien V [2].

RÉSUMÉ

L'étude du squelette (après éclaircissement et coloration à l'alizarine) des pattes de Scincidés africains appartenant aux genres *Panaspis* (sous-genre *Leptosiaphos*), *Sphenops, Chalcides, Scelotes* a permis de mettre en évidence, chez plusieurs de ces espèces, une réduction phalangienne et digitale conduisant à des états d'oligodactylie (tétradactylie, tridactylie, bidactylie, monodactylie). La formule digitale et phalangienne des pieds des espèces étudiées a été établie, complétant ainsi les données acquises par l'étude externe des membres.

Chez trois espèces *(Panaspis (Leptosiaphos) hackarsi, Sphenops sphenopsiformis, Chalcides mionecton mionecton),* les pieds sont tétradactyles et le doigt manquant est le doigt V. Ce type de réduction diffère du type habituel, la tétradactylie étant fondée chez de nombreux Scincomorphes, sur l'absence du premier rayon digital.

Quatre cas de tridactylie ont été rencontrés: chez *Leptosiaphos blochmanni, Chalcides chalcides* et *Chalcides mertensi,* les quatre membres sont tridactyles; chez *Leptosiaphos luberoensis,* les pieds seuls sont tridactyles. Cette tridactylie repose sur l'absence des doigts I et V. Le métatarsien du doigt I est présent chez les deux *Leptosiaphos,* absent chez *Chalcides chalcides* et *Ch. mertensi.* Ce type de tridactylie correspond à celui qui est de règle chez de nombreuses espèces de Reptiles serpentiformes. Dans les cas de tridactylie rencontrés chez *Leptosiaphos blochmanni* et *Leptosiaphos luberoensis,* le nombre des phalanges des doigts présents n'est pas réduit; par contre, chez *Chalcides chalcides* et chez *Chalcides mertensi,* la réduction est plus accentuée puisque le métatarsien I fait défaut et qu'il manque des phalanges aux doigts présents.

Un cas de bidactylie a été observé; il concerne les pattes antérieures de *Sphenops sphenopsiformis:* l'étude du squelette du carpe et des doigts montre que les doigts présents sont les doigts III et IV.

Les membres postérieurs de *Scelotes gronovii* sont monodactyles, le doigt présent étant le doigt IV, réduit à un métatarsien et à deux phalanges.

Ces cas de réduction digitale rencontrés chez ces Scincidés sont rapprochés d'autres cas d'oligodactylis présents chez diverses espèces de Reptiles scincomorphes, ce qui permet d'établir les règles présidant à la réduction digitale évolutive chez ces Scincidés.

[2] Nous avions aussi suggéré que la non-identification du métatersien V chez les Seps tridactyles étudiés par STEINER & ANDERS (1946) pouvait tenir à une réduction particulièrement accentuée de ce métatarsien chez les spécimens d'Algérie. Le travail actuel montre effectivement, que chez les deux Seps d'Algérie que nous avons eu la possibilité d'examiner, le métatarsien V ne présente pas d'incurvation de sa face médiane et pas de protubérance proximale nette sur cette face (fig. 4e) (voir p. 7).

D'autre part, la comparaison entre les modalités de la réduction digitale évolutive et les modalités de la réduction digitale obtenue expérimentalement au moyen de la cytosine-arabinoside chez les embryons de *Lacerta viridis* met en évidence de grandes similitudes entre les deux types de réduction; ces constatations, s'ajoutant à d'autres observations suggèrent l'intervention d'un mécanisme terminal semblable dans les deux types de réduction; ce mécanisme consiste vraisemblablement en un arrêt ou en un fléchissement temporaires de la synthèse d'ADN dans les cellules mésoblastiques de l'ébauche du membre; ce fléchissement surviendrait après l'involution ou la déficience fonctionnelle de certaines parties ou de la totalité de la crête apicale chez les espèces présentant une réduction évolutive des membres.

SUMMARY

The skeleton of the feet, and sometimes of hands, of the legs of some African *Scincidae* belonging to genus *Panaspis* (sub-genus *Leptosiaphos*), *Sphenops, Chalcides, Scelotes* was studied (after clearing and treatment with alizarine red). This investigation brought to light, in several of these species, a phalangeal and a digital reduction leading to different conditions of oligodactyly (tetradactyly, tridactyly, bidactyly, monodactyly). The phalangeal and digital formulae of the feet of the studied specimens have been established, adding thus to the previous data obtained by the study of the external appearance of the legs.

In three of these species *(Panaspis (Leptosiaphos) hackarsi, Sphenops sphenopsiformis, Chalcides mionecton mionecton)* the feet are tetradactylous and the missing toe is the toe V; this pattern of reduction differs from the usual one, the tetradactyly in Scincomorphs been usually based on the loss of the first digit.

Among these species, four are tridactylous: *Leptosiaphos blochmanni, Chalcides chalcides, Chalcides mertensi* (here, the four limbs are tridacdactylous) and *Leptosiaphos luberoensis* (here, only the feet are tridactylous). This tridactyly is based on the loss of digits (or toes) I and V, the metapodial element of the first digital ray is present in the two *Leptosiaphos* and lacks in *Chalcides chalcides* and *Ch. mertensi.* This pattern of tridactyly is the one usually met in numerous serpentiform Reptiles. In the cases of tridactyly met in *Leptosiaphos blochmanni* and *Leptosiaphos luberoensis,* the number of phalanges is not reduced in the present digits; on the other hand, in *Chalcides chalcides* and *Chalcides mertensi,* the phalangeal and digital reduction is more pronounced: the metapodial element of the first ray is lacking and one or two phalanges are missing on the present digits.

The anterior legs of *Sphenops sphenopsiformis* possess only two digits: the digits III and IV.

The posterior limbs of *Scelotes gronovii* possess only one toe, the toe IV, reduced to a metatarsal element and two phalanges.

These patterns of digital reduction are compared to other natural cases of oligodactyly occuring in other Scincomorphs and the rules governing this evolutionary reduction in the serpentiform Reptiles can be established.

On the other hand, these patterns of natural digital reductions are compared to the patterns of the experimentally induced digital reductions obtained by action of cytosine-arabinoside (a potent inhibitor of DNA synthesis), in embryos of *Lacerta viridis.* This comparison shed light on the similarities between the two cases of reduction. These

observations led to the suggestion that a similar mechanism might be involved in the experimental and in the evolutionary digital reduction; the embryological evidence suggest, as a provisional hypothesis that a transitory arrest or a transitory decrease of the DNA synthesis in the mesoblastic cells of the limb bud may play a key role in the reduction of the limb, namely in the digital reduction. In the evolutionary limb reduction, the decrease in DNA synthesis in the mesoblastic cells of the limb bud could be the result of the involution or of a functional deficiency of the apical ridge of the limb bud.

BIBLIOGRAPHIE

BUSACK, S. D. 1986. Taxonomic implications of biochemical differentiation in Spanish and Moroccan populations of three-toed skinks *(Chalcides chalcides)* (Lacertilia, Scincidae). *Herpetologica* 42 (2): 230-236.

COPE, E. D. 1892. On degenerate type of scapular and pelvic arches in the Lacertilia. *J. Morph.* 7: 223-244.

DIXON, J. R. 1973. A systematic review of the Teiid Lizards, Genus *Bachia* with remarks on *Heterodactylus* and *Anatosaura*. Misc. Publs *Mus. nat. Hist. Univ. Kans.* 57: 1-47.

FITZSIMONS, V. F. 1943. The Lizards of South Africa. *Transv. Mus. Mem. 1:* 1-481.

GREER, A. E. 1967. A new generic arrangement for some Australian Scincid Lizards. *Brevoria* 267: 1-19.

GREER, A. E. & H. G. COGGER. 1985. Systematics of the reduce-limbed and limbless Skinks currently assigned to the genus *Anomalopus* (Lacertilia: Scincidae). *Rec. Aust. Mus.* 37: 11-54.

GREER, A. E. & W. D. HAACKE. 1982. A new and unusual species of *Lygosoma* (Lacertilia: Scincidae) from the horn of Africa. *Ann. Transv. Mus.* 33: 153-164.

MILAIRE, J. 1977. Rudimentation digitale au cours du développement normal de l'autopode chez les Mammifères. *Colloque intern. CNRS n° 266:* «Mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de Vertébrés», A. RAYNAUD édit. *Editions CNRS, Paris:* 221-231.

PASTEUR, G. & J. BONS. 1960. Catalogue des Reptiles actuels du Maroc. *Trav. Inst. scient. chérif.,* Série Zool., 21: 1-34.

PERRET, J.-L. 1982. Le sous-genre *Leptosiaphos (Lacertilia, Scincidae)* et ses implications. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.* 105: 107-121.

— 1986. Révision des espèces africaines du genre *Cnemaspis Stauch,* sous-genre *Ancylodactylus* Müller (Lacertilia, Gekkonidae) avec la description de quatre espèces nouvelles. *Revue suisse Zool.* 93: 457-505.

PRESCH, W. 1975. The evolution of limb reduction in the Teiid Lizard genus *Bachia. Bull. Soc. Calif. Acad. Sci.* 74: 113-121.

RAYNAUD, A. 1973. Les modifications de la morphogenèse des membres déterminées par la cytosine-arabinofuranoside chez les embryons de Lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, Série III,* 292: 1063-1067.

— 1977. Les différentes modalités de la rudimentation des membres chez les embryons de Reptiles serpentiformes. *Colloque intern.* CNRS n° 266: «Mécanismes de la rudimentation des organes chez les embryons de Vertébrés». A. RAYNAUD, édit. *Editions CNRS,* Paris: 201-219.

RAYNAUD, A. 1986. Modifications précoces de l'ontogenèse des membres d'embryons de *Lacerta viridis* (Laur.) sous l'effet de la cytosine-arabinofuranoside; comparaison avec l'ontogenèse des membres de Reptiles serpentiformes. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* Sér. III, 303: 37-42.

— 1987. Modalités ontogénétiques de la réduction digitale dans la patte des embryons de Seps tridactyle (*Chalcides chalcides* L.). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* Série III, 304: 359-362.

— sous presse. Modifications, sous l'effet de la cytosine-arabinofuranoside, de la structure des mains et des pieds, chez les embryons de Lézards verts (*Lacerta viridis* Laur.). *Annl. Sci. nat., Zool.*

RAYNAUD, A. & M. CLERGUE-GAZEAU. 1984. Ectropodie par voie chimique chez l'embryon de *Lacerta viridis* et formation des membres styliformes chez les Reptiles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* Série III, 298: 457-460.

— 1986. Identification des doigts réduits ou manquants dans les pattes des embryons de Lézard vert (*Lacerta viridis* Laur.) traités par la cytosine-arabinofuranoside. Comparaison avec les réductions digitales naturelles des espèces de Reptiles serpentiformes. *Archs Biol. (Bruxelles)* 97: 279-299.

RAYNAUD, A. & P. KAN. 1988. Données autoradiographiques, obtenues avec la thymidine traitée, sur la réduction expérimentale et évolutive des membres, chez les Reptiles. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris,* Série III, 307: 349-355.

RAYNAUD, A. & P. VAN DEN ELZEN. 1978. Structure histologique aux stades avancés du développement et chez l'adulte, des membres postérieurs rudimentaires de deux Scincidés sud-africains (*Scelotes brevipes* et *Scelotes gronovii)* et leur utilisation pour la locomotion chez *Scelotes gronovii. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 114: 360-372.

RAYNAUD, A., M. CLERGUE-GAZEAU, J. BONS & J. BRABET. 1987. Nouvelles observations, fondées sur les caractères du métatarsien latéral et sur la structure du tarse, relatives à la formule digitale du Seps tridactyle *(Chalcides chalcides). Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 123: 127-132.

RENOUS, S. & J.-P. GASC. 1979. Etude des modalités de réduction des membres chez un Squamate serpentiforme: *Scelotes,* scincidé afro-malgache. *Annls Sci. nat., Zool.* 13e Série, 1: 99-132.

REITER, R. S. & M. SOLURSH. 1982. Mitogenic property of the apical ectodermal ridge. *Devl. Biol.* 93: 28-35.

ROWE, D. A. & J. F. FALLON. 1981. The effect of removing posterior apical ectodermal ridge of the chick wing and leg on pattern formation. *J. Embryol. exp. Morph.* 65 (Suppl.): 309-325.

SEWERTZOFF, A. N. 1931. Studien über die Reduktion der Organe der Wirbeltiere. *Zool. Jb. Anat.* 53: 611-700.

STEINER, H. & G. ANDERS. 1946. Zur Frage Entstehung von Rudimenten. Die Reduktion der Gliedmassen von *Chalcides tridactylus* Laur. *Revue suisse Zool.* 53: 537-546.

TIEDEMANN, M.-A. & F. TIEDEMANN. 1975. Vergleichend anatomische Untersuchungen an Schulter- und Beckengürtel verschiedener südafrikanischer Skinkarten mit besonderer Berücksichtigung von Reduktionserscheinungen. *Zoologica, Stuttg.* 43: 1-80.